云 南 植 物 研 究 3(2):197—202, 1981
Acta Botanica Yunnanica

天 麻 生 活 史

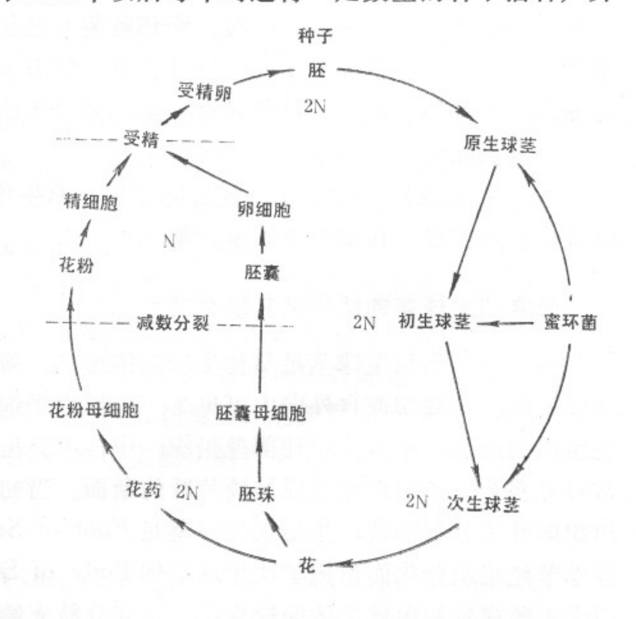
周 铉

(中国科学院昆明植物研究所)

天麻 Gastrodia elata Blume 的生活史系指天麻种子由萌发到下代种子成熟生长变化的全过程。由于天麻奇特的营养型，在其整个生长发育过程中与蜜环菌[1] Armillariella mellea (Vahl. ex Fr.) Karst. 的关系至今人们在认识上还存在着很大的分歧。日本人草野俊助1911年在"天麻及其与蜜环菌共生关系"一文中提到"对（天麻）种子发芽及幼苗成长，至今还一无所知。"[1]此后很长时间，天麻种子发芽情况一直未见有人报道过；因而也无从获得对天麻生长发育全过程的全部认识。

作者自1966年开始从事天麻研究，至今已十四年。从1968年盆播实验中发现少数天麻种子萌发后[4]，即逐年展开对天麻生活史与有性繁殖法的实验研究。此项工作主要是在滇东北海拔2000公尺的朝天马林区自然条件下进行的。首次看清一代完整的天麻生活史是在1970年8月至1974年8月，接于其后的第二代为1974年8月至1977年8月，第三代为1977年8月至1980年7月。此外于1970年以后每年均进行一定数量的种子播种，并连续作分期取样观察。至1980年所得结果是，除首次所见的一代生活史经历了48个月外；其余都是36个月完成。但此情况多只见于所播种子中的一部分。唯1976年8月14日播种于河边砂地上者，至1979年夏大部分开花。本文应用的分期取样观察及组织切片分析材料，即以此为主。今将实验观察结果剖析如下：

天麻生活史简路。 （见右图）



天麻种子及其发芽时胚组织功能的分化

天麻种子呈纺缍形或新月形，长约0.8毫米，宽约0.2毫米。种皮由单

1) 蜜环菌学名由臧穆同志鉴定。

层细胞组成，种子无胚乳，系极细胞受精后败育所致。成熟的胚呈椭园形，约具64个细胞，近珠孔端具喙状胚柄，整胚像一把短柄乒乓球拍子。胚组织无器官分化，但据细胞大小及功能可区分为远胚柄端的上部分化分生组织与近胚柄端的下部接菌分生组织。前者由两层排列为穹窿状的小形细胞组成，萌发后组织分化形成原生球茎体 Body of Protocorm；后者细胞大形，萌发后细胞分裂形成原生球茎足 Foot of Protocorm。

天麻胚萌发时，屡见蜜环菌菌索攀附种皮或在其外围活动，但未见有穿入种皮的情况[4]。最近两年来已证实天麻胚萌发时无需蜜环菌的参予[8、9]，应属非共生性发芽。萌发时所需营养消耗由周围溶液的渗入与自身贮存的物质分解所提供。天麻胚萌发后破出种皮，即形成继续生长中的原生球茎 Protocorm。

天麻原生球茎的结构及其发育动态。

原生球茎直接由萌发胚形成。胚萌发时，上部分化分生组织行细胞分裂，迅速增大其体积，使全胚呈气球状，乳白色。下部接菌分生组织细胞分裂次数较少，形成球体的基座。整个萌发胚破出种皮后，基座表层细胞开始接受外源蜜环菌菌索进入。此乳白色的球体即为原生球茎体，接菌后变黄色的基座即为原生球茎足。待整个原生球茎内部组织分化完备时，纵切面上可见，足部：外部为接菌组织（全部为噬菌细胞组成），内部为薄壁组织。体部：最外为一层表皮细胞，其内为薄壁组织，中央纵贯数列长形细胞（此等细胞向维管束分化）；顶部仍保留一团分生组织（由原生质浓厚的小形细胞密集而成），外复1—2片芽鳞的断面，此时原生球茎基部仍可见残存的种皮。继以生长季增生。原生球茎顶端分生组织经冬季休眠后，行细胞分裂，依营养情况伸出形成长短各异的初生球茎足 Foot of Primarycorm，及次其顶端生长活跃，迅速膨大出现初生球茎体 Body of Primarycorm。此时，蜜环菌菌索已蔓延进入原生球茎体，并延伸至初生球茎足。菌索向内扩散菌丝于此等器官的皮层组织细胞中，菌丝即为细胞中的酶所分解；经细胞内消化转变成为一种营养物质流，循中部输导组织源源进入初生球茎体，使之得以迅速成长壮大。

当初生球茎 Primarycorm 发育完备后，原生球茎即全部为菌索所穿插，颜色由灰白而黄棕以至棕黑，其组织亦逐渐溃解。

天麻初生球茎的结构及其发育动态。

初生球茎由初生球茎足与初生球茎体组成。新形成的初生球茎体能抗拒外源蜜环菌菌索入侵，其横切面自外向内可见2—3层扁平细胞组成的栓皮层，其下为4—5层细胞组成的皮层，中央为中柱薄壁组织，中柱中具星散分布的维管束。整个切面的最外方常可见有3—4层细胞组成的鳞片叶的断面。当初生球茎通过冬季休眠后，其顶端分生组织即开始分裂活动，生出次生球茎足 Foot of Secondarycorm，足的先端膨大，于高温季节经组织分化而形成了次生球茎体 Body of Secondarycorm。在这段时间中，外源菌索不断穿过初生球茎体的栓皮层，以其分枝末端放散菌丝于皮层组织的细胞中，此部细胞将菌丝酶解后，中柱鞘的大型细胞中出现多糖流，此多糖流系菌丝经皮层细胞内消化所导入。菌索的侵入及菌丝的扩散部位仅限于皮层。因上述营养物转化，中柱薄壁组

织的细胞中乃有大量多糖颗粒的堆积。此等营养物质消溶后再经维管束通道输入次生球茎 Secondarycorm 。

待次生球茎发育完备后，进入初生球茎的后继菌索就渐次深入到中柱的薄壁组织中；此时整个初生球茎及次生球茎足渐由黄棕色变为棕黑色，最后所有细胞仅留下细胞壁，并渐行溃解脱落。

天麻次生球茎的结构及其发育动态。

天麻的次生球茎由次生球茎足与次生球茎体组成。次生球茎体通常即是天麻成熟的球茎了，其顶端于发育后期形成为层层芽鳞包被的混合芽（花序芽）。整体具沿节轮生的膜质鳞片叶，包贴于次生球茎体外，仅有保护作用。

次生球茎体在横切面上自外向内可见 3 — 4 层扁平细胞相互紧密挤压的栓皮层，其下有胞壁稍有加厚的单层细胞排列整齐的外皮层，再内为 7 — 8 层薄壁细胞组成的皮层。中央部位为范围宽广的中柱薄壁组织，其间具许多星散分布的维管束。栓皮层外可见由10多层细胞组成的鳞片叶断面。每一鳞片叶均有维管束的分枝导入。

次生球茎体在其营养丰满的情况下，于形成当年的秋季顶端即产生混合芽。越冬后至次年春天芽体萌动，伸出地面形成花葶；花葶伸长，开花结果。待成熟种子自果内飞出后，次生球茎即全部为蜜环菌菌索所穿插；所藏营养亦在开花结果过程中消耗殆尽，全株即渐次腐烂溃解。

从天麻各发育阶段的机体结构看天麻对蜜环菌的依赖、利用与控制。

综上所述，天麻的各级球茎在其生长发育的过程中，与蜜环菌的关系均可分为三个阶段，即：

1.拒菌阶段：各级球茎正在形成时，它抗拒蜜环菌入侵，此时体表与内部均无蜜环菌的踪迹。

2.控制阶段：当次级球茎出现时，原来的球茎接纳蜜环菌进入，并将其控制在皮层组织或接菌组织中进行细胞内的吞噬消化。蜜环菌的活动范围受到严密的限制。

3.开放阶段：当次级球茎发育完成后，原来的球茎在天麻整体中的生长使命已经完成。此时它即对蜜环菌全部开放，任其窜走，并馈其残骸。

天麻球茎在不同发育阶段对蜜环菌具有不同的反应，这可能是由其自身含有的抗溶菌酶的消长决定的。各级球茎体与其次级球茎足对蜜环菌的反应是同步的。

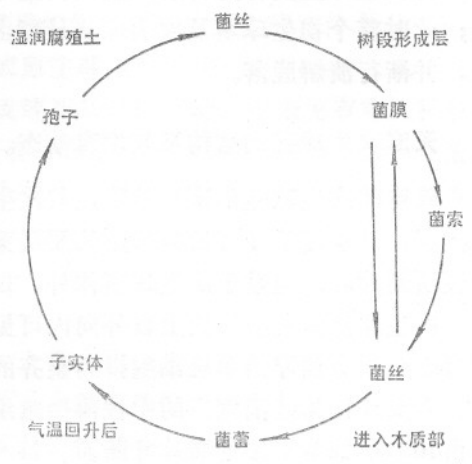
天麻的一生始终依赖着蜜环菌对其营养的供应，而蜜环菌在此过程中却受到天麻严密的制约。二者的结合，天麻完全处于主导的有利地位，它无疑是竞争的优胜者。至于天麻在后期对蜜环菌的反馈现象，正反映着历史演化的残遗，对此将在下面论述。

蜜环菌生活史。

蜜环菌 Armillariella mellea (Vahl. ex Fr.) Karst. 属担子菌纲 Basidiomycetae、伞菌目 Hymenomycetes 、白蘑科 Tricholomataceae ，它是广域分布的兼生性菌类，营寄生与腐生生活。据我十多年在滇东北采伐林区长期观察，它虽能入侵破伤严重的活树桩，但侵染范围有限；对生长旺盛的部位与生长完好的植株并无可奈何。所谓寄生，对

树木来说，只不过是能在新鲜段木的断口处入侵生活而已。它无疑是积木场上的害菌；对成长中的林木，它并无多少破坏，相反还起到分解多余残体的作用，为林地清出有利于再生长的空间。

蜜环菌的生活史因各地气候条件不同而异。在滇东北朝天马林区天麻实验点上，经历年观察验证其完整生活史如右图所示：



子实体的大量出现在每年十月中至十一月初，出现时的气候情况是降雨降温后的回暖。生出子实体的树桩与根段经剖析所见为剖面夜发荧光；在木质部的侵染区菌丝多已近于饱和状态。新采伐的树桩自开始侵染至第一次生出子实体多需经过三年以上的时间。以后连续出现三至四年即趋衰竭。盛期每桩之上可见子实体数百个，多为数十个聚生一片。

有些地区，如云南省西北部一些高海拔的天麻产区，青海省祁连山南麓的一些针阔混交林区，采伐林地虽见有蜜环菌菌索丰盛生长，可能受某些环境条件的限制，久久未见子实体形成。决定子实体形成的全部条件至今还不十分清楚。

另有一些地方，因气候炎热，气温年变幅不大，蜜环菌并不形成菌索，或很少形成菌索；常年以菌丝分生而存活。如在云南省石屏县龙棚金竹林中所见者即是这样。又坎贝尔1963年对一种新西兰的天麻属植物 G. minor Petrie 生长情况的记述[2]，所谈与之相联系的菌丝，我认为很可能也是蜜环菌呈现的这一形式。

菌索是蜜环菌适应并渡过不良环境的一种特殊结构，它是从蜜环菌长期演化过程中特化而成的。由于它外被菌鞘的保护，就可使内部菌丝在一定时期内保持新鲜成活状态，并便于在采伐林地上到处窜走。

综上所述，蜜环菌的生活史除上述完整的循环外，在大自然中还有：

菌丝──→菌膜──→菌索──→菌丝 以及菌丝──→菌丝这两种不完整的小循环存在着。目前我们在天麻人工种植中广泛采用的培植菌材的措施，即是通过上述第一种小循环完成的。不过操作是以菌索开始，程序改变为：

菌索──→菌丝──→菌膜──→菌索了。

蜜环菌的营养来自对树段的分解，它的生活史一直是独立于天麻之外而随着森林的自然更新进行着。不过天麻与蜜环菌的生长却都依靠森林为它们创造的环境与条件。由于历史上的一段机缘，使它们发生了奇妙的关系。这一有趣的经历，将于下节中讨论之。

从天麻与蜜环菌的关系看天麻物种形成。

在生物演化的历史长河中，各种生物在不断的进化着。今日的天麻大约起源于古代较原始的绿色兰科植物，这从天麻的形态特征，生长环境及其所在的系统位置是不难理

解的。森林的火灾不断引起环境的改变，生长在这些地段上的天麻祖先进行了一系列劫后的适应变化，它的演化可能经历了这样一条营养型改变的路线：即在演化的早期，天麻的祖先应是蜜环菌的受害者；这种受害情况至今仍可在天麻产区的马铃薯与菊芋等植物的一些块茎上看到。依照达尔文的自然优选律，那些在天麻的祖先中经不起蜜环菌侵害的微弱个体早已被自然所淘汰。天麻的祖先在与蜜环菌的长期斗争中，部分健壮的个体在积累抗溶蜜环菌的物质上显出了它的保存优势，从而不为蜜环菌的侵害所困扰，就逐渐改变了它原来祖先的自养生活型，形成了对蜜坏菌具有特殊依赖关系与控制能力的物种。并建立了对蜜环菌进行反寄生的生活方式。简而言之，这是一条由自养到异养，由抗寄生通过斗争转化为反寄生的演化路线。在这一漫长的战斗中，天麻是胜利者。

天麻配子体的简化趋势

被子植物的有性世代至兰科已极度简化，而天麻则尤甚焉；其成熟胚囊仅具四个细胞，珠孔核经两次分裂所成的四个细胞其一为卵细胞，另二个为助细胞，所剩一核与合点核分裂后残余的一个核结合为极细胞，然在受精后旋即败育[5]。这一简化序列与不久前发现于盘龙参中的单受精现象[6]连接起来，显示出兰科植物趋向微子演化的特征。天麻的多子优势这一在生产上的巨大潜力，已为我们从事天麻生产，进行天麻有性繁殖所利用[3、7]。

天麻生长发育阶段的可塑性问题。

天麻由于在其演化进程中生活方式的改变，它从绿色的自养祖先转变为失去绿色的异养植物；导致其生长发育阶段具有很大的可塑性。

截止目前所见报道，天麻由种子到种子生长发育的全过程最短需要经历两个整年的时间[9]？作者十四年来在滇东北常绿阔叶林中实验观察的结果是，在该地区自然气候条件下，这一过程最短需经历三个整年；长者达六个整年。

一般情况，天麻种子的胚在播种的当年，有一部分萌发为原生球茎进入冬眠。有些却在种皮内越冬，直到第二年春暖方始萌发；这种现象在天麻分布较高的产区是十分普遍的。还有各级球茎经常出现生长的停滞，如球茎在泥土中因通气不良，呼吸量被抑制到最低度，长期保持新鲜状态，经历一年而维持原状。有些天麻在生长中由于营养物质的反复亏缺，长期使它仅能延续其生命，天麻完整的生活史则久久不能完成。

天麻生长周期的可塑性，主要是由营养的丰盛与否决定的。此外气候条件的变化与胚体先天的盈弱，也是影响生长周期长短变化的因素。在这一点上，它与绿色植物有着十分明显的不同。

参 考 文 献

〔1〕 Kusano, S., 1911: Gastrodia elata and its Symbiotic Association with Armillaria mellea, Jour. Coll. Agric. Imp. Univ. Tokyo 4(1), 1

〔2〕 Campbell, E. O., 1963: Gastrodia minor an Epiparasite of Manuka Roy. Soc. New Zealand 2:73—81

〔3〕 周铉，1973：　食菌植物天麻栽培探索，中草药通讯　1973，5，6期。

〔4〕 周铉，1974： 天麻的有性繁殖 植物学报 16卷3期。
〔5〕 Kiyobiko, A., 1976: A Reinvestigation of the Development of the Sac in Gastrodia elata Bl. Ann. Bot. 40, 165.
〔6〕 Tevasaka, O., etc., 1979: Single Fertilization in Spiranthes sinensis, Bot. Mag. Tokyo 92, 1025.
〔7〕 周铉，1979：天麻有性繁殖实验报导，中草药通讯 1979，6，7期。
〔8〕 沈栋侠等，1979： 天麻种子无菌萌发的研究Ⅰ 南京药学院学报 1979，1期。
〔9〕 徐锦堂等，1980： 天麻有性繁殖方法的研究 药学学报 15卷，2期。

THE LIFE CIRCLE OF GASTRODIA ELATA BLUME

Zhou Xuan

(*Kunming Institute of Botany, Academia Sinica*)

ABSTRACT

This article consists of ten items contents as follows.

1. The outline of life circle of *G. elata*.
2. The seed of *G. elata* and differentiation in the tissue of its embryo when germinated.
3. The structure of the protocorm of *G. elata* and its developmental state.
4. The structure of the primarycorm of *G. elata* and its developmental state.
5. The structure of the secondarycorm of *G. elata* and its developmental state.
6. The dependence, utilization and control exerted on *Armillariella mellea* by *G. elata* observed from the structure of its corm in different developmental stages.
7. The life circle of *A. mellea*.
8. The species formation of *G. elata* observed from the relationship between it and *A. mellea*.
9. The simplified tendency in the gametophytes of *G. elata*.
10. The plasticity of the stages in development of *G. elata*.